

УДК 595.384.12

**ООГЕНЕЗ КРЕВЕТКИ *SYSTELLASPIS DEBILIS*  
(A. MILNE EDWARDS, 1881) (DECAPODA, OPLOPHORIDAE)**

С.А. Судник

**Аннотация**

В статье описаны фазы развития ооцитов, стадии развития гонады и стадии созревания репродуктивной системы глубоководной креветки *Systellaspis debilis* (A. Milne Edwards, 1881). В зависимости от размера ооцита и его ядра, количества, формы, расположения и размера ядрышек, степени развития фолликулярного эпителия у ооцитов различают периоды: премейотических преобразований, прото- и трофоплазматического роста. Период протоплазматического роста состоит из трех фаз. У ооцитов периода трофоплазматического роста выделены также 3 фазы развития: вакуолизации, изменения ядра, зрелого ооцита.

**Введение**

Креветка *Systellaspis debilis* относится к наиболее распространенным представителям пелагического семейства Oplophoridae. Она играет важную роль в трофических сетях мезо- и батипелагиали, будучи и промежуточным хозяином некоторых паразитов, и объектом питания для целого ряда nektonных хищников [1]. Оогенез *S. debilis* ранее никем не был исследован.

В данной работе мы сохраняем неизменной терминологию, использованную Р.Н. Буруковским и нами ранее [2–7]. Термин «фаза» употребляется для обозначения конкретного состояния ооцита; понятие «период» объединяет несколько фаз, закономерно сменяющих одна другую в процессе оогенеза (например, «период протоплазматического роста»). Под «стадиями развития» яичника мы подразумеваем конкретные этапы развития гонады, выражаемые микроскопическими гистологическими картинками, идентифицируемые определенным расположением ооцитов в гонаде и фазой, в которой находится наиболее продвинутая в развитии генерация ооцитов, а под «стадиями зрелости» – картины макроскопических, визуально определимых изменений репродуктивной системы (в том числе и гонады) в процессе ее функционального созревания [6, 7].

**1. Результаты**

**1.1. Клеточный уровень (собственно оогенез).** У *S. debilis* типичные хорошо развитые ядрышки в ядрах встречаются редко. Для этого вида более характерно присутствие в ядрах ооцитов всех фаз развития множества хроматиновых зерен, которые только в самом начале оогенеза одиночные. В кариоплазме развивающихся протоплазматических ооцитов они формируют бесформенные хроматиновые образования размером до  $12 \times 16$  мкм, а у вителлоген-

ных ооцитов размер хроматиновых структур увеличивается до  $26 \times 30$  мкм. Вилле [8] в протоплазматических ооцитах пресноводной каридной креветки *Macrobrachium vollenhoveni* (сем. Palaemonidae) также отмечает присутствие множества ядрышек. В ооцитах у пенеоидных видов креветок (*Aristaeus varidens* [6], *Farfantopenaeus notialis* [2]) количество ядрышкоподобных структур увеличивается в течение оогенеза постепенно (в 1.5–2 раза – до 18 экз.). Так же, как у каридной *S. debilis*, они, соприкасаясь, способны образовывать сложные комплексы уже во время протоплазматического роста. Дефинитивный большой диаметр ядра в вителлогенных ооцитах у *S. debilis* достигает 200 мкм, что в несколько раз больше такового у пенеоидных *A. varidens* и *F. notialis*. Такое различие в значительной степени может объясняться изначальным размером ядра у оогоний: до 8 мкм у *A. varidens* [6], 25–62 мкм у *S. debilis*. Можно предположить наличие полиплоидии у *S. debilis* по сравнению с пенеидными креветками. Кроме того, у систеллясписа ядро быстрее всего увеличивается на первых этапах превителлогенеза, а у пенеоидных креветок – в течение второй части протоплазматического роста (ПР). Общее же увеличение ядра у сравниваемых видов примерно одинаковое – почти в четыре раза.

Изменения дефинитивного размера ооцитов и его динамика в течение оогенеза у сравниваемых видов соответствуют изменениям у них размера ядра.

Рост ооцитов у креветок можно разделить на два этапа, совпадающие с их периодами развития [9–11]. Уже с 1-й фазы ПР ооциты *S. debilis* стремительно обгоняют в росте ооциты всех пенеоидных видов, и к концу периода максимальный размер ооцитов в фазе оформленного фолликула у систеллясписа превышает дефинитивный размер зрелых ооцитов у видов из сем. Aristeidae и сем. Penaeidae. Фолликулярный эпителий у известных нам этой точки зрения креветок однослойный и образуется сначала вокруг периферических ооцитов ПР, лежащих непосредственно под оболочкой гонады. У *S. debilis* в цитоплазме ооцитов 2-й фазы ПР отмечается обособление первых желтковых вакуолей еще до формирования фолликула. Оно идет параллельно росту у них ядра. Это можно объяснить накоплением протоплазматическими ооцитами эндогенного (внутриооцитарного) протеинового желтка [12–18].

Смещение начала вакуолизации цитоплазмы на период ПР у креветок наблюдали и раньше [15, 19].

Шарнио-Коттон [15] ооцит с оформленным фолликулом называет вторичным вителлогенным, а период – вторичным вителлогенезом. Такой подход нам кажется правильным, однако автор не указывает, в какой точно фазе развития ооцита и на каком этапе развития гонады у исследованных ею каридных креветок происходило смещение вителлогенеза на период ПР. Нами замечено, что в течение оогенеза у впервые созревающей *S. debilis* первичный вителлогенез наблюдается в яичнике дважды. Первый раз он совпадает по времени со вторичным вителлогенезом (начинается у ооцитов с фазы оформленного фолликула ПР, что характеризует наступление III стадии развития гонады). Вторым раз он наблюдается в ооцитах 2-й фазы ПР в уже вителлогенном яичнике. Смещение вителлогенеза у впервые созревающих самок систеллясписа наблюдается только в созревающих гонадах (начиная с IV стадии развития яичника, в течение V стадии), а в незрелых гонадах (II стадия развития) этого не наблюдается.

Следующее свидетельство смещения первичного вителлогенеза мы можем наблюдать в яичниках только что отнерестившихся самок *S. debilis*, где ооциты фазы оформленного фолликула уже заполнены вакуолями с желтковыми включениями, а в ооцитах 2-й фазы ПР имеются такие же вакуоли.

**1.2. Гонадный уровень.** Гонада у систеллясписа очень компактная, вся лежит в головогрудь и не образует никаких выростов, в отличие от яичников у нематокарцинуса и пенеоидных креветок [2, 6, 19–21]. При сравнении взаимного расположения половых клеток внутри женских гонад у пенеоидных креветок и креветки *S. debilis*, можно отметить ряд общих черт в строении яичников. Положение зоны пролиферации у креветок двух триб примерно аналогичное (вентро-медиальное) [2, 6, 19–22]. У каридных креветок происходит резкое уменьшение размера зоны пролиферации по сравнению с тем, что наблюдается у пенеоидных. Это, видимо, находится в связи с общим уменьшением у них плодовитости. Релини с соавт. [23] у близких к *F. notialis* и *A. varidens* видов *A. antennatus* и *Aristemorpha foliacea* также отмечают, что каждая часть яичника имеет свою зону пролиферации. Половые клетки разных фаз развития у всех креветок располагаются в гонаде зеркально симметрично ее продольной оси, пролегающей между двумя яичниками. Направление распределения созревающих ооцитов в гонаде *S. debilis* происходит вдоль примерно синусоидальной оси «канала», направленной от зоны пролиферации к дорсо-латеральной и латеральной стороне каждого яичника, как будто пролиферация оогоний происходила по одному, и каждый последующий произведенный ооцит толкал вперед предыдущего. У пенеоидных креветок подобного не обнаружено.

**1.3. Организменный уровень оогенеза.** Визуально выделяемые стадии зрелости репродуктивной системы хорошо соответствуют отдельным стадиям развития гонады. У вторично созревающих *S. debilis* после завершения VI стадии (стадии выбоя) репродуктивная система возвращается во II стадию зрелости (стадия IV–II), которая диагностируется по доминированию в яичнике сильно вакуолизированных ооцитов фазы оформленного фолликула, в отличие от пенеоидных креветок, у которых вакуоли в половых клетках на этой стадии не отмечаются. Первое спаривание у многих креветок происходит как раз тогда, когда самка находится во II стадии зрелости, что, вероятно, может стимулировать дальнейшее развитие яичника (следующий репродуктивный цикл) [2, 24–29].

Относительный размер зрелого ооцита у *S. debilis* также существенно выделяется на фоне других видов: зрелые ооциты вида (размером более 2.7 мм) относительно более крупные при очень небольшой длине тела самок (всего до 63 мм) [2, 6, 30]. У пенеоидных креветок количество зрелых ооцитов в преднерестовом яичнике очень велико (до 1 300 000 экз.) [31, 32]. У *S. debilis* оно варьирует от 7 до 25 ооцитов [33].

У креветки *S. debilis* наблюдается перерыв асинхронности развития яичника между прото- и трофоплазматическим ростом ооцитов. Смещение начала первичного вителлогенеза у созревающих самок систеллясписа на середину трофоплазматического роста ооцитов позволяет удлинить вителлогенез половых

клеток следующего цикла развития гонады, не удлиняя продолжительность оогенеза в целом. Это явление совпадает по времени с действительным наступлением перерыва асинхронности развития гонады (к IV стадии в гонаде все ооциты фазы оформленного фолликула приступают к вторичному вителлогенезу). Первичный вителлогенез у созревающих самок систеллясписа происходит параллельно процессу дозревания ооцитов старшей в гонаде генерации. После вылупления личинок, линьки и спаривания в гонаде запускается вторичный вителлогенез. У этого вида происходит прямое развитие эмбриона, как и у другого представителя семейства Oplophoridae с крупными яйцами – *Oplophorus novaezealandiae*. Оогенез *S. debilis* можно считать примером оогенеза вида с ярко выраженной К-стратегией.

### Summary

*S.A. Sudnik.* Oogenesis of the shrimp *Systellaspis debilis* (A. Milne Edwards, 1881) (Decapoda, Oplophoridae).

The oocyte development phases, stages of gonad development and stages of reproductive system maturing of deep-water shrimp *Systellaspis debilis* (A. Milne Edwards, 1881) are described. Based on the oocytes size and its nucleus; quantity, form, arrangement, and size of nucleoli; degree of follicular epithelium development at oocytes the following development periods are distinguished: period of premeiotic transformations, protoplasmic and trophoplasmic growth. The first period consists of three phases, from which the last one – the regularly shaped follicle phase. At the oocytes of trophoplasmic growth period 3 development phases can be distinguished too: vacuolization of ooplasm, nucleus changes, mature oocyte.

### Литература

1. Буруковский Р.Н., Гаевская А.В. Экологическая характеристика трех видов креветок семейства Oplophoridae у северо-западного побережья Африки и их паразитофауна // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1983. – Т. 88, Вып. 4. – С. 107–114.
2. Буруковский Р.Н. Некоторые вопросы оогенеза у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – Л., 1970. – Т. 58, № 6. – С. 56–66.
3. Буруковский Р.Н., Вовк А.Н. Некоторые вопросы оогенеза у североамериканского кальмара *Loligo pealei* Les.) банки Джорджес // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – Л., 1974. – Т. 66, № 5. – С. 44–50.
4. Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цимбал М.А. Методические основы разработки шкал зрелости репродуктивной системы самок кальмаров *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, № 12. – С. 1781–1791.
5. Burukovsky R.N., Froerman Yu.M., Nigmatullin Ch.M. Reproductive biology and scale of maturity stages of reproductive system of female squid (*Illex illecebrosus*) // Northwest Atlantic Fisheries Organization SCR Document 84/IX/120. – 1984. – No 917. – P. 1–4.
6. Буруковский Р.Н., Судник С.А. Некоторые аспекты оогенеза креветки *Aristeus varidens* (Decapoda, Aristeidae) // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 3. – С. 288–298.
7. Буруковский Р.Н., Судник С.А. Сравнительная характеристика оогенезов у креветок надсемейства Penaeoidea // VII Всерос. конф. по пром. беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). Тез. докл. – М.: Изд-во ВНИРО. – 2006. – С. 150–152.

8. Ville J.-P. Cycle ovarien saisonnier chez *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots 1851) decapode, Palaemonidae // Ann. Univ. Abidjan, Série E (Ecologie). – 1972. – T. V, F. 1. – P. 561–576.
9. Rao P.V. Maturation and spawning of the penaeid prawns of the southwest coast of India // Proc. World Scientific Conf. on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns. Fao fisheries Rep. – 1968. – V. 2, No 57. – P. 285–302.
10. Guitart B., Quintana M.A. Estadios de maduración gonadal en las especies comerciales importantes del género *Penaeus* en el banco de campeche // Rev. cubana invest. pesq. – 1978. – V. 3, No 1. – P. 82–126.
11. Tan-Fermin J.D., Pudadera R.A. Ovarian maturation stages of the wild giant tiger prawn, *Penaeus monodon* Fabricius // Aquaculture. – 1989. – V. 77. – P. 229–242.
12. Ganion L.R., Kessel R.G. Intracellular synthesis, transport, and packaging of proteinaceous yolk in oocytes of *Orconectes immunis* // J. Cell Biol. – 1972. – No 52. – P. 420–437.
13. Айзеништадт Т.Б., Баранов В.С., Боровков А.Ю. и др. Современные проблемы оогенеза. – М.: Наука, 1977. – 314 с.
14. Charniaux-Cotton H. L'ovogenese, la vitellogenine et leur controle chez le Crustace Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas) // Comparaison avec d'autres Malacostraces. Arch. Zool. Exp. Gen. – 1978. – No 119. – P. 365–397.
15. Charniaux-Cotton H. Vitellogenesis and its control in malacostracan crustaceans // Amer. Zool. – 1985. – No 25. – P. 197–206.
16. Lui C.W., Sage B.A., O'Connor J.D. Biosynthesis of lipovitellin by the crustacean ovary // J. Exp. Zool. – 1974. – No 188. – P. 289–296.
17. Demestre M. A study of the *Aristeus antennatus* fishery along the Catalanian coast Western Mediterranean // BIOS. – 1993. – V. 1, No 1. – P. 75–88.
18. Tsukimura B. Crustacean vitellogenesis: its role in oocyte development // Amer. Zool. – 2001. – No 41. – P. 465–476.
19. King J.E. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus) // Biological Bulletin. – 1948. – No 94. – P. 244–262.
20. Levi D., Vacchi M. Macroscopic scale for simple and rapid determination of sexual maturity in *Aristemomorpha foliacea* (Risso, 1826) (Decapoda: Penaeidae) // J. Crustacean Biol. – 1988. – V. 8, No 4. – P. 532–538.
21. Demestre M., Fortuno J.-M. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata) // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1992. – V. 84. – P. 41–51.
22. Leloup E. Les transformations des gonades et des caractères sexuels externes chez *Pandalus montagui* Leach (Decapode) // In: Contributions a l'étude de la faune Belge. Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique. – 1936. – V. XII, No 19. – 27 p.
23. Relini L.O., Semeria M. Oogenesis and fecundity in bathial penaeid prawns, *Aristaeus antennatus* and *Aristaeomorpha foliacea* // Rapp. Comm. int. Mer Médit. – 1983. – V. 28, No 3. – P. 281–284.
24. Soumoff C., Skinner D.M. Ecdysteroid titers during the molt cycle of the blue crab resemble those of other crust // Biol. Bull. – 1983. – No 165. – P. 321–329.
25. Chockley B.R., Mary C.M. Effects of body size on growth, survivorship, and reproduction in the banded coral shrimp, *Stenopus hispidus* // J. Crustacean Biol. – 2003. – V. 23, No 4. – P. 836–848.
26. Charniaux-Cotton H. Sex determination // The Physiology of Crustacea. V. I. Metabolism and Growth / Ed. by H.W. Talbot. – N. Y.: Academic Press, 1960. – P. 441–447.

27. *Touir A., Charniaux-Cotton H.* Influence de l'introduction d'ecdysterone sur l'exuviation et le démarrage de la vittelogenese chez la Crevette *Lysmata seticaudata* Risso // C.R. Acad. Sci. Paris. – 1974. – T. 278. – P. 119–122.
28. *Minsheng G.* On some reproductive behavior of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) (Crustacea Decapoda) // Transactions of the Chinese crustacean society. – 1990. – No 2. – P. 43–52.
29. *Sarda F., Demestre M.* Shortening of the rostrum and rostral variability in *Aristeus antennatus* (Risso, 1916) (Decapoda: Aristeidae) // J. Crustacean Biol. – 1989. – No 9. – P. 570–577.
30. *Gorny M., George M.R.* Oocyte development and gonad production of *Nematocarcinus lanceopes* (Decapoda: Caridea) in the eastern Weddell Sea, Antarctica // Polar. Biol. – 1997. – No 17. – P. 191–198.
31. *Heldt J.H.* La reproduction chez les Crustacés Décapodes de la famille des Penaeides // Annales Inst. Océanogr. Monaco. – 1938. – T. 18, F. 2. – P. 31–206.
32. *Tuma D.J.* A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Decapoda: Penaeinae) // Aust. J. mar. Freshwat. Res. – 1967. – No 18. – P. 73–88.
33. *Буруковский Р.Н.* О биологии креветки *Systellaspis debilis* (Decapoda, Natantia, Orlorphoridae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – Т. 97, Вып. 2. – С. 60–70.

Поступила в редакцию  
26.06.07

---

**Судник Светлана Александровна** – старший преподаватель кафедры ихтиопатологии и гидробиологии Калининградского государственного технического университета, г. Калининград.

E-mail: [lanasudnik@mail.ru](mailto:lanasudnik@mail.ru)